The Golden Age of Theoretical Ecology:1923-1940 : P18～33 (Biomathematics Kyoto Summer School)

鈴木, 良明

数理解析研究所講究録 1448 巻 2005 年 18-28

生物数学イッキ読み・研究交流
The Golden Age of Theoretical Ecology:1923-1940
(担当箇所：P18～33)

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻　鈴木　良明 (Yoshiaki Suzuki)
Graduate School of Science and Engineering,
Shizuoka University

指定された繁殖状態の下における人口増加、平衡点、および絶滅; ロジスティック曲線の理論における状態の変化と絶滅

1．Professor D'Anconaは、決められた環境下で生きる個体群がただ減少し絶滅する場合の交配条件、または決められた環境下で生きる個体群が成長し続ける場合の交配条件を表現できないかと考えた。我々は臨界値を与えた場合、個体群が臨界値より大きければ、個体群は密度効果で減少し、その臨界値で落ち着く状況、そして個体群が臨界値より小さければ、個体群が臨界値まで増加し、その臨界値で落ち着くという状況を区別する基準を与えることができる。

本論文では、1種個体群の生物モデルを考えていく。1から4では、生物の1種個体群の動態モデルを説明する。まず、個体数と死亡率を与える。次に1組の雄と雌のカップルから生まれる個体数を仮定で与えることにより、出生率を与える。これらを踏まえて新たに個体群の増加係数を表す。そこから1種個体群の生物モデルを表し、その解析を行なう。5から6では、1から4で問題となってくる個体群が無制限に増殖するのを抑える要因について考える。そこで、増加係数が個体群に対して線形である場合の生物モデルを考え、その解析を行なう。7から12で、新しい考え方として出生率が個体群自身によって影響を受けるという仮定を与える。そこから新たな生物モデルを表し、その解析を行なう。

2．最初にNを個体数、ϵを死亡率を表す係数として与えておく。そして雄と雌の比が一定であると仮定する。つまり雄の個体数をαN、雌の個体数をβNとしておく（α、βはそれぞれ定数で、$\alpha+\beta=1$）。そして、単位時間における2つの性別による集団の数は、$\alpha N \cdot \beta N = \alpha\beta N^2$に比例するものとしておく。ここで$n$組の集団から$m$個体群誕生すると仮定したら、単位時間当たりに誕生する個体群の数は、次のように示される。

$$K\alpha\beta\frac{m}{n}N^2 = \lambda N^2$$

ここでkとλは2つの正の定数である。このことから単位時間当たりの個体数の変化は、

$$dN = \lambda N^2 dt - \epsilon N dt$$

となり、この結果から両辺をdtで割れば

$$\frac{dN}{dt} = (-\epsilon + \lambda N)\, N \tag{1}$$

が得られる。

3．(1)式で示した方程式は、符号が異なるだけで$Verhulst - Pearl$の方程式[1]と同じである。(1)式の両辺をtで積分すると次のような形が得られる。

$$N = \frac{-\varepsilon N_0 e^{-\varepsilon t}}{-\varepsilon + N_0\lambda(e^{-\varepsilon t} - 1)} = \frac{\varepsilon N_0}{(\varepsilon - N_0\lambda)e^{\varepsilon t} + N_0\lambda} = N_0\frac{1}{(1-h)e^{\varepsilon t} + h} \tag{2}$$

ただし、N_0は$t = 0$のときのNの個体数、そして$h = \frac{N_0\lambda}{\varepsilon}$である。

4．(2)式を次の3つの状態に分けて考える。

$$\begin{array}{l}(1) h = 1, \text{つまり} \varepsilon - N_0\lambda = 0 \\ (2) h < 1, \text{つまり} \varepsilon - N_0\lambda > 0 \\ (3) h > 1, \text{つまり} \varepsilon - N_0\lambda < 0\end{array}$$

まず、(1)の場合はNは常に一定となり、$N_0 = \frac{\epsilon}{\lambda}$となる。(2)の場合は、$t \to \infty$で分母が$\infty$へと向かうので、$N$はzeroになる。つまり個体群は絶滅する。(3)の場合は、分母が徐々に減少していき、

$$t = \frac{1}{\varepsilon}\ln\frac{N_0\lambda}{N_0\lambda - \varepsilon}$$

で$N = \infty$となる。ただし現実ではこういった状況は起こらない。そのために、個体数増加を少なくするそのほかの要因を考える必要がある。

結果として(2)式から臨界値$N_0 = \frac{\epsilon}{\lambda}$が得られた。もし$\varepsilon - N_0\lambda < 0$ならば個体数が連続的に成長するが、$\varepsilon - N_0\lambda > 0$なら個体数は、絶滅する。また、$N_0 = \frac{\epsilon}{\lambda}$なら、個体群は常に一定である。

5．個体群が絶滅してしまう場合は4にて示すことができた。ここで先ほどの$\varepsilon - N_0\lambda < 0$という状況、つまり個体数が無制限に増殖する場合について考える。現実には、個体群が

[1]$Verhulst$が提出し、$Pearl$らに再発見された動物、人間の増殖の数学的モデル。uをある生物の個体数、A、kをある定数としたとき、その変化量は

$$\frac{du}{dt} = (A - ku)u$$

と表される。

無制限に増殖することはありえない。つまり、個体群が無制限に増殖するのを防ぐ要因について考える必要がある。

Pearl によって考えられた、解がロジスティック曲線に向かう場合、生存の手段は個体数の増加に応じて低くなり、そして既存の個体群に比例する負の項は増加係数に加えられる、と仮定されている。２、３で考えた場合でも、増加係数 $\epsilon+\lambda N$ に Pearl の項 μN を加えることができるだろう（μ は正の定数）。この様に (1) 式の増加係数は、$-\varepsilon+(\lambda-\mu)N$ になる。しかし我々はもうすでに $\lambda-\mu>0$ の場合は扱った（３より)。$\lambda-\mu<0$ の場合は、N が zero になるまでの急速な減少が得られる。

６．今回は増加係数が N に対して線形であるすべての場合について考える。方程式は次のような場合を考える。

$$\frac{dN}{dt}=(a+bN)N \tag{3}$$

そして以下の４つの場合を考える。

$$\begin{aligned}&(1)a>0,b<0\\&(2)a<0,b>0\\&(3)a>0,b>0\\&(4)a<0,b<0\end{aligned}$$

(3) 式を t で積分すると、

$$e^t=\left(\frac{N}{N_0}\frac{a+bN_0}{a+bN}\right)^{1/a}, N=\frac{N_0a}{(a+bN_0)e^{-at}-N_0b}$$

(1) の場合は、Pearl が考えた場合と同じであるので、この解はロジスティック曲線へ向かう。(2) の場合先の２から４で議論済みである。(3) の場合は、

$$t=\frac{1}{a}\ln\frac{a+bN_0}{bN_0}$$

のときに $N=\infty$ である。しかし、有限時間後に無限に増加していくということは現実にはありえない。(4) の場合は、$t=\infty$ にて $N=0$ であり、これは絶滅するパターンを示している。

７．我々は５、６で、*Pearl* の式と同様の抑制を抑えるもの、つまり個体群の増加に比例して個体群増加を抑えるものによって、本質的には２、３で考えてきた式に新しいものを何も加えない場合での式を考えた。

有限時間後に個体群が無限に増加してしまう原因は、増加係数が個体群の線形関数であることである。このことは、係数が２次多項式であることや前の logic から明らかである。このことから、今まで考えていた仮定を変更する必要がある。実際、性別の異なる個体群による n 組の集団から m 個体群誕生すると仮定しているが、単にまず得られた近似 [1] として、生まれた個体群の数と集団の間の比が一定であるという仮説を認めることができる。我々が、より精度がある可能な場合を考えようとするなら、この比が唯一、個体群の増加に比例して個体群増加を抑えるものによって影響を受けるのではなく、個体群自

体によってこの比に影響を及ぼすことができると仮定することが必要である。我々が仮定できる最初の近似としては、類似的な場合に仮定されたとする限り、この比率は個体群とともに線形に減少する。単位時間に生まれる個体群の数は次のように表すことができる。

$$K\alpha\beta\frac{(m-\rho N)}{n}N^2$$

ただしρは正である。よって、

$$(\lambda-\gamma N)N^2$$

と書ける。ここでλとγは正である ($\lambda = K\alpha\beta\frac{m}{n}$,$\gamma = -K\alpha\beta\frac{\rho}{n}$)。

8．死亡率$-\epsilon$、Pearl の項$-\mu N$、そして出生項$(\lambda-\gamma N)N$を加えて考えれば、

$$-\varepsilon+(\lambda-\mu)N-\gamma N^2$$

(1) の結果から次のような置き換えが可能である。

$$\frac{dN}{dt}=(-\varepsilon+(\lambda-\mu)N-\gamma N^2)N$$

すなわち、

$$\frac{dN}{dt}=-(c-bN+aN^2)N \tag{4}$$

ここで、aとcは正である。　また、$b>0$と仮定しておく（$b<0$の場合と分けて考える)。

次の方程式の根を考える。

$$c-bN+aN^2=0 \tag{5}$$

(5) 式の根は正である。(4) 式が異なる2つの実解を持つ場合を考える。ここで2つの根は互いに等しくないので、それぞれ、α、β（$\alpha>\beta$）とする。このことから (4) 式は

$$\frac{dN}{dt}=-a(N-\alpha)(N-\beta)N \tag{6}$$

$$\frac{dN}{(N-\alpha)(N-\beta)N}=-adt$$

と書き換えられる ($b=a(\alpha+\beta)$,$c=a\alpha\beta$)。両辺をtで積分する。

$$\frac{1}{\alpha\beta}\ln(N)-\frac{1}{\alpha(\beta-\alpha)}\ln(N-\alpha)+\frac{1}{\beta(\beta-\alpha)}\ln(N-\beta)=C-at$$

ただし、Cは積分定数である。ここで、Cを決定する。$t=0$のとき$N(0)=N_0$なので、

$$C=\frac{1}{\alpha\beta}\ln(N_0)-\frac{1}{\alpha(\beta-\alpha)}\ln(N_0-\alpha)+\frac{1}{\beta(\beta-\alpha)}\ln(N_0-\beta)$$

ここで式をまとめると、

$$e^{-a\alpha\beta(\alpha-\beta)t} = \left(\frac{N}{N_0}\right)^{\alpha-\beta}\left(\frac{N-\alpha}{N_0-\alpha}\right)^{\beta}\left(\frac{N-\beta}{N_0-\beta}\right)^{-\alpha}$$

$c = a\alpha\beta$ であるので

$$e^{-c(\alpha-\beta)t} = \left(\frac{N}{N_0}\right)^{\alpha-\beta}\left(\frac{N-\alpha}{N_0-\alpha}\right)^{\beta}\left(\frac{N-\beta}{N_0-\beta}\right)^{-\alpha}$$

となる。N_0 は α, β,zero に等しくないものとする。(6) 式を t で微分する。

$$\frac{d^2N}{dt^2} = -aX\frac{dN}{dt}(X = 3N^2 - 2(\alpha+\beta)N + \alpha\beta)$$

ただし、

$$X_{N=\alpha} = \alpha(\alpha-\beta) > 0, \quad X_{N=\beta} = \beta(\beta-\alpha) < 0, \quad X_{N=0} = \alpha\beta > 0$$

つまり、$X = 0$ は2つの正の根を持つ。ここで $\beta < \gamma < \alpha$ となる γ、また $0 < \delta < \beta$ となる δ をそれぞれ $X = 0$ の根と考えれば、

$$0 < \delta < \beta < \gamma < \alpha$$

である。そして

$$\frac{d^2N}{dt^2} = -3a(N-\gamma)(N-\delta)\frac{dN}{dt}$$

となる。

9．ここでは $\frac{dN}{dt} = -a(N-\alpha)(N-\beta)N, \quad \frac{d^2N}{dt^2} = -3a(N-\gamma)(N-\delta)\frac{dN}{dt}$ について考えていく。そこで以下のような分類をした。

I．$N_0 > \alpha$ なら、$\frac{dN}{dt} < 0, \frac{d^2N}{dt^2} > 0,$ つまり N は減少し、α に向かう。$N(t)$ は下に凸かつ、$N = \alpha$ に漸近する (図 A)。

II．$N_0 > \alpha$ なら、$\frac{dN}{dt} < 0, \frac{d^2N}{dt^2} > 0,$ つまり N は増加し、α に向かう。$N(t)$ は上に凸かつ、$N = \alpha$ に漸近する (図 B)。

III．$\gamma > N_0 > \beta$ なら、$\frac{dN}{dt} < 0,$ つまり N は増加し、α に向かう。そして、$N(t)$ は、$N = 0$ に漸近する。ただ、$N_0 < N < \gamma$ のときは、$\frac{d^2N}{dt^2} > 0$ なので、$N(t)$ は下に凸、$N = \gamma$ で変曲点、$\gamma < N < \alpha$ のときは、$\frac{d^2N}{dt^2} < 0$ なので、$N(t)$ は $VERHULST - PEARL$ のロジスティック曲線となる (図 C)。

IV．$\gamma > N_0 > \beta$ なら、$\frac{dN}{dt} > 0,$ つまり N は減少し、0 に向かう。そして、$N(t)$ は、$N = 0$ に漸近する。ただ、$N_0 < N < \delta$ のときは、$\frac{d^2N}{dt^2} <$ なので、$N(t)$ は上に凸、$N = \delta$ で変曲点、$0 < N < \delta$ のときは、$\frac{d^2N}{dt^2} > 0$ なので、$N(t)$ は下に凸となり、この場合個体群

は絶滅する (図 D)。

V. $\delta > N_0$ なら、$\frac{dN}{dt} < 0, \frac{d^2N}{dt^2} > 0$, つまり N は減少し、0 に向かう。$N(t)$ は下に凸かつ、$N = 0$ に漸近する (図 E)。

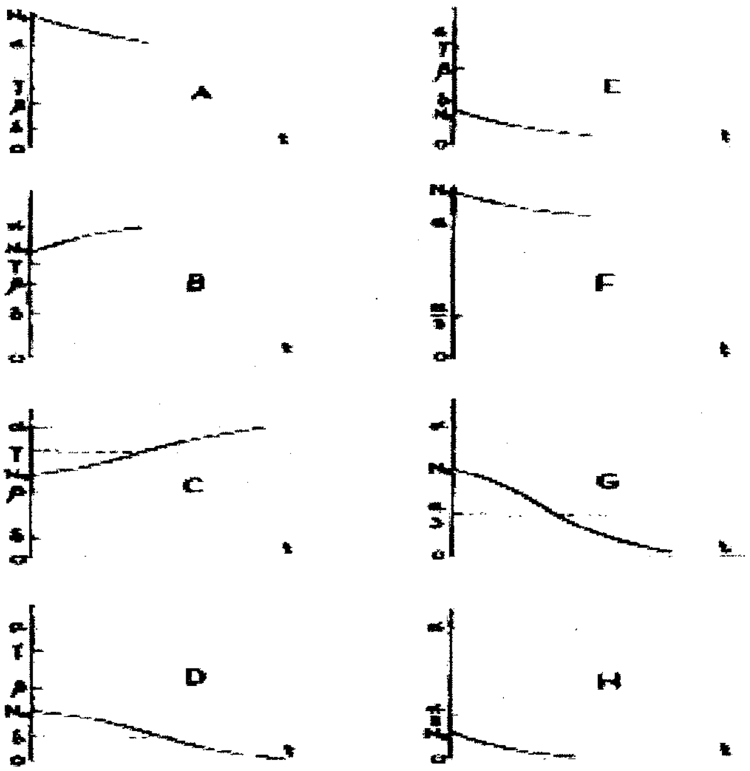

図 1: 時間に対する個体群変化

10. $N = \alpha, N = \beta$ にて $\frac{dN}{dt} = 0$ で、$N =$ 定数 となるので、それぞれ平衡個体群と呼ばれる。$N = \alpha$ については、初期値が α から少し離れても、α に戻ってくることから、平衡点は安定、また $N = \beta$ については、初期値が β から離れると、α、または 0 へと向かってしまうことから、平衡点は不安定といわれる。

11. (5) 式が重根を持つとき ($N = \alpha$)、(4) 式は以下のようになる。

$$\frac{dN}{dt} = -a(\alpha - N)^2 N \tag{7}$$

この場合 N は常に減少する。上の式を t で積分すると以下のようになる。

$$\frac{1}{\alpha^2}\ln(N) + \frac{1}{\alpha^2}\ln(\alpha - N) + \frac{1}{\alpha}\frac{1}{(\alpha - N)} = C - at$$

ただし、C は積分定数である。ここで、C を決定する。$t = 0$ のとき $N(0) = N_0$ なので、

$$C = \frac{1}{\alpha^2}\ln(N_0) + \frac{1}{\alpha^2}\ln(\alpha - N_0) + \frac{1}{\alpha}\frac{1}{(\alpha - N_0)}$$

式をまとめると

$$\frac{1}{\alpha^2}\ln\frac{N(\alpha-N)}{N_0(\alpha-N_0)}=\left(\frac{-(N-N_0)}{N_0(\alpha-N)(\alpha-N_0)}\right)-at$$

$$e^{-at}=e^{\frac{N-N_0}{\alpha(\alpha-N)(\alpha-N_0)}}\left(\frac{N}{N_0}\frac{\alpha-N_0}{\alpha-N}\right)^{\frac{1}{\alpha^2}}$$

また (7) 式を t で微分すると、以下のようになる。

$$\frac{d^2N}{dt^2}=-a(N-\alpha)(3N-\alpha)\frac{dN}{dt}$$

Ⅰ.$N_0>\alpha$ なら、$\frac{dN}{dt}<0, \frac{d^2N}{dt^2}>0,$ つまり N は減少し、α に向かう。$N(t)$ は下に凸かつ、$N=\alpha$ に漸近する (図 F)。

Ⅱ.$\alpha>N_0>\frac{\alpha}{3}$ なら、$\frac{dN}{dt}<0,$ つまり N は増加し、0 に向かう。$N(t)$ は $N=0$ に漸近する。ただ、$\frac{\alpha}{3}<N<\alpha$ の時には、$\frac{d^2N}{dt^2}<0$ で、$N(t)$ は下に凸。$N=\frac{\alpha}{3}$ で変曲点、$0<N<\frac{\alpha}{3}$ のときは、$\frac{d^2N}{dt^2}>0$ で、$N(t)$ は下に凸となり、$N=0$ が漸近線となる (図 G)。

Ⅲ.$\frac{\alpha}{3}>N_0>0$ なら、$\frac{dN}{dt}<0, \frac{d^2N}{dt^2}>0,$ つまり N は減少し、0 に向かう。$N(t)$ は下に凸かつ、$N=0$ に漸近する (図 H)。

今回の場合、つまり 2 つの根が α に等しいとき、$N=\alpha$ が平衡個体群となり、安定か不安定かは N_0 が平衡個体群からの距離による。

12. 方程式 (5) が虚根を持つとき、

$$\left(\frac{1}{c}\frac{1}{N}-\frac{1}{2c}\left(\frac{1}{N-\frac{b+\sqrt{b^2-4ac}}{2a}}+\frac{1}{N-\frac{b-\sqrt{b^2-4ac}}{2a}}\right)\right)\frac{dN}{dt}+\frac{b}{2c\sqrt{b^2-4ac}}\left(\frac{1}{N-\frac{b+\sqrt{b^2-4ac}}{2a}}-\frac{1}{N-\frac{b-\sqrt{b^2-4ac}}{2a}}\right)\frac{dN}{dt}=-a$$

上の式を t で積分する。

$$\ln\left(\frac{N^2}{(N^2-\frac{b}{a}N+\frac{c}{a})}\right)^{\frac{1}{2c}}+\frac{b}{c\sqrt{K}}\arctan\frac{2aN-b}{c\sqrt{K}}=C-at$$

ただし、C は積分定数である。ここで、C を決定する。$t=0$ のとき $N(0)=N_0$ なので、

$$C=\ln\left(\frac{N_0^2}{(N_0^2-\frac{b}{a}N_0+\frac{c}{a})}\right)^{\frac{1}{2c}}+\frac{b}{c\sqrt{K}}\arctan\frac{2aN_0-b}{\sqrt{K}}$$

このことから、上の式をまとめると

$$e^{-t}=\left(\frac{N^2(a(N_0)^2-bN_0+c)}{(N_0)^2(aN^2-bN+c)}\right)^{\frac{1}{2c}}e^{\frac{b}{c\sqrt{K}}arctg\frac{2a(N-N_0)}{\sqrt{K}\left(1+\frac{(2aN-b)(2aN_0-b)}{K}\right)}}$$

ここで$K=4ac-b^2>0$である。$\frac{dN}{dt}<0$なので、$t\to\infty$で$N\to 0$となり、$N=0$に漸近する。ただし、変曲点がある場合もある。

この章を短くまとめる。まず初期値が、平衡個体群ならば、個体群は常に一定である。(a)2つの平衡個体群があった場合は、初期値が安定平衡個体群より大きいとき、個体群は安定平衡個体群へと向かっていく。または初期値が安定平衡個体群と不安定平衡個体群の間にあるときは、初期値が安定平衡個体群に近ければ個体群は安定平衡個体群へと向かっていく。また初期値が不安定平衡個体群に近ければ、絶滅する。それ以外の場合も種は絶滅してしまう。(b) 平衡個体群が一つだけの場合、それが初期値より小さいときも個体群は平衡個体群へと向かう。もし初期値が平衡個体群より小さい場合、種は絶滅する。(a)、(b) 以外のパターンの場合は種は絶滅する。

参考文献

1 Compare R. Pearl and S. L. Parker, Proc. Nat. Ac. of Sci., vol. 8(1992)

ロジスティック法とその一般化

1．本論文では、ロジスティック法と呼ばれる一般化を生物学的に、または統計法則的に行なう。そのため今回は出生率、死亡率、そして制限因子を時間の関数として考えていく。またその係数を変数係数、周期係数とした場合の個体群変化についても考察する。そして最後に雄と雌の遭遇率も関数として表現したモデルを考え、出生率を個体群に関する関数として表したモデルの考察を行なう。

もっとも単純な形のロジスティック微分方程式は以下のように示される。

$$p'=np-mp-hp^2 \tag{8}$$

この式は、個体群密度の平衡を示している。この状態が表しているのは、個体群が食物の比較的豊かな場所で生息している場合、または比較的安定な状態で生活している場合である。これは統計起源法と呼ばれ、各係数が、個体群、または時間に関する平均で示されている。注意しなければならないのは、n（出生率）、m（死亡率）h、（制限因子）は、決して定数ではなく、tの関数であるという点である。(8) 式を考えると微分方程式の過程から、係数は一定としている。つまり、係数をtの平均として、やむえず見なしている。

2．しばしば忘れられるもう1つの側面は、個体群に関する外部の一般的な役割である。その中では、各項が個体群の内から外への移動、外から内への移動、そして同じ生息地での他の個体群の行動等を示している。その都度 (8) 式の各項で、上に示したようなことが確実に表されるようにしなければならない。

(8) 式は、広い生息地におけるある個体群の成長を非常に上手に表現している。ただ生息地が分かれた場合は、両方ともの生息地が共に先の式で表現されるわけではない。それにもかかわらず、(8) 式はその人口統計学の文献で、そのような失敗のいくつかの例を引用した。

3. 変数係数

変数係数の場合を考えると、(8) 式の解は次の形で与えられる。

$$\frac{p_0}{p} = p_0 \int_0^t h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds + e^{-\int_0^t \varepsilon(u)du} \tag{9}$$

p_0 は p の初期値である。仮定として、(2) 式は $(0,T)$ での観測値としておく。次に t は $(0,T)$ に含まれるものとする。最後にこの区間内では、h, ϵ はほとんど変わらないものとする。仮定から、次のような平均がえられる。

$$\overline{\varepsilon} = \frac{1}{T}\int_0^T \varepsilon(u)du, \quad \overline{h} = \frac{1}{T}\int_0^T h(u)du \tag{10}$$

このことから方程式 (2) は次のように書き換えることができる。

$$\begin{aligned}
\tfrac{p_0}{p} &= p_0 \int_0^t h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds + e^{-\int_0^t \varepsilon(u)du} \\
&= e^{-\int_0^t \varepsilon(u)du} p_0 \int_0^t h(s)e^{\int_0^s \varepsilon(u)du}ds + e^{-\int_0^t \varepsilon(u)du} \\
&= e^{-\overline{\varepsilon}t} + e^{-\overline{\varepsilon}t}p_0 \left(\int_0^t h(s)e^{\overline{\varepsilon}s}ds \right) \\
&= e^{-\overline{\varepsilon}t} + e^{-\overline{\varepsilon}t}p_0 \left(\tfrac{1}{\overline{\varepsilon}} \int_0^t h(s)(e^{\overline{\varepsilon}s})'ds \right) \\
&= e^{-\overline{\varepsilon}t} + e^{-\overline{\varepsilon}t}p_0 \left(\tfrac{1}{\overline{\varepsilon}} \left([h(s)(e^{\overline{\varepsilon}s})]_0^t \right) - \tfrac{1}{\overline{\varepsilon}} \int_0^t \tfrac{dh}{ds}(e^{\overline{\varepsilon}s})ds \right) \\
&= e^{-\overline{\varepsilon}t} + e^{-\overline{\varepsilon}t}p_0 \left(\tfrac{1}{\overline{\varepsilon}} (h(t)(e^{\overline{\varepsilon}t}) - h(0)) \right)
\end{aligned}$$

よって

$$\frac{p_0}{p} = e^{-\overline{\varepsilon}t} + \frac{p_0\overline{h}}{\overline{\varepsilon}}(1 - e^{-\overline{\varepsilon}t}) \tag{11}$$

(11) について、$\varepsilon(u), h(u)$ が規則正しく変化しないなら、この公式は $(0,T)$ の前半で表されるが、変化が規則正しいと、そのようにはいかない。

4. 周期係数

1年のうち、決まった時期に交配、出生が行なわれるといったような場合、つまり $\varepsilon(u), h(u)$ が周期を持つ場合を考える (周期 ; a)。その場合、

$$\varepsilon(a+u) = \varepsilon(u), \quad h(a+u) = h(u), \tag{12}$$

$$E = \int_0^a \varepsilon(u)du \tag{13}$$

このように時間中に年サイクルを導入する $(t = na + z)$。(12)、(13) を (9) 式の第 1 項に代入すると

$$\int_0^t h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds = e^{-\int_0^t \varepsilon(u)du}p_0 \int_0^t h(s)e^{\int_0^s \varepsilon(u)du}ds$$

$t = na + z$ であることから

$$\begin{aligned}
&\int_0^t h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds = e^{-\int_0^{na+z}\varepsilon(u)du} \int_0^{na+z} h(s)e^{\int_0^s \varepsilon(u)du}ds \\
&= e^{-\left(\int_0^a \varepsilon(u)du + \ldots + \int_{(n-1)a}^{na}\varepsilon(u)du + \int_{na}^{na+z}\varepsilon(u)du\right)} \int_0^{na+z} h(s)e^{\int_0^s \varepsilon(u)du}ds \\
&= e^{-\left(nE + \int_0^z \varepsilon(u)du\right)} \int_0^{na+z} h(s)e^{\int_0^s \varepsilon(u)du}ds \\
&= \int_0^{na+z} h(s)e^{-nE}e^{-\int_s^z \varepsilon(u)du}ds \\
&= e^{-E}\int_0^a h(s)e^{-\int_s^z \varepsilon(u)du}ds + \ldots + e^{-nE}\int_{(n-1)a}^{na} h(s)e^{-nE}e^{-\int_s^z \varepsilon(u)du}ds \\
&+ e^{-nE}\int_{na}^{na+z} h(s)e^{-\int_s^z \varepsilon(u)du}ds
\end{aligned}$$

よって

$$\frac{p_0}{p(na+z)} = p_0 \int_0^z h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds + \frac{p_0(1-e^{-nE})}{e^E - 1}\int_0^a h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds + e^{-nE-\int_0^z \varepsilon(u)du} \tag{14}$$

(14) 式から 2 つの異なった状況が考えられる。1)$E < 0$ のとき、p は絶滅する。2)$E > 0$ のとき、$t \to \infty$ で p が周期になる。つまり、

$$\lim_{t\to\infty} p(na+z) = q(z) \tag{15}$$

$q(z)$ は次の関係で定義されている。

$$\frac{1}{q(z)} := \int_0^z h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds + \frac{1}{e^E - 1}\int_0^a h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds \tag{16}$$

この式は初期値 p_0 に依存せず、$p(t)$ は $q(z)$ を用いて以下のように示すことができる。

$$\frac{p_0}{p(t)} = \frac{p_0}{p(na+z)} = \frac{p_0}{q(z)} + e^{-nE-\int_0^z \varepsilon(u)du}\left[1 - \frac{p_0}{e^E - 1}\int_0^a h(s)e^{-\int_s^t \varepsilon(u)du}ds\right] \tag{17}$$

このように表現することにより、cycle の異なった位相での $p(t)$ の値の比較が可能になる。

4. 個体群密度効果

生息地がまばらで一様でないような、またはほとんど資源がない生息地に占める個体群について考える。そのような状態は、密度がどれぐらいであろうとも個体群の成長を表す方法で (8) 式を一般化できる。ここで項 np を一般的な出生率に寄与するものとする。つまり、p に比例するということを表す。ただしこの状態も p が十分に小さい場合は明らかではない。それに基づく理由が破綻してしまうからである。

仮定として、p は十分に小さいものとし、またオスとメスの遭遇率は高いものとしておく。出会いの原理はまさしくこの仮定により示され、p^2 に比例しやすい。ここで、遭遇率を $\pi(p)$ とすることにより、(8) 式は以下の形に書き換えられる。

$$p' = \sigma p \pi(p) - mp - hp^2 \tag{18}$$

この方程式は気体分子運動論を参考にしている [2]。有益な出会いは p に比例するが、そうでない出会いは定数としておく。そのことから以下の関係が得られる。

$$\pi(p) = \frac{\alpha p}{p + \beta} \tag{19}$$

(19) 式を (18) 式に代入する。

$$p' = \frac{np^2}{p + \beta} - mp - hp^2, (n = \sigma\alpha) \tag{20}$$

このようになると、p が十分に大きいなら、(20) は (8) の形をとり、逆に p が十分に小さいなら、

$$p' = \tau p^2 - mp$$

この形は Volterra(1938)[3]、V.A.Kostizin(1937)[1] がすでに学んでいる。さらにこの (15) 式にはロジスティック方程式では見つけられない特性がある。まず、$p_0 < \theta = \frac{m}{\tau}$ のときは、個体群は生き残れないが、$p_0 > \theta$ なら、p は正の平衡点へ向かう。これは正の平衡点が p_0 に依存しないからである。このことから、生物学的で個体群統計のかなりの集団について説明することができる。

参考文献

1 Kostitzin, V.A. Biologie mathematique. Paris; A. Colin, 1937. Pages 61-63.

2 Pearl, R. The influence of density of population upon egg production in Drosophilia melanogaster. J. exp. Zoll. 63, 57(1932).

3 Volterra, V. Population growth, equlibria, and extinction under specified breeding condition: A development and extension of the theory of the logistic curve. Human Biology 10, 1(1938)